第10卷 第2期 动物学研究 Vol. 10, No. 2
1989年5月 ZOOLOGICAL RESEARCH May., 1989

一种游仆虫棘毛基部纤维的形态及其在形态发生过程中的演化*

顾福康 张作人

（华东师范大学生物系 上海）

摘 要

游仆虫皮层棘毛基部纤维包括纵纤维、前纵纤维和放射纤维：额腹棘毛基部后纵纤维一般长而粗大，前纵纤维次之，放射纤维较细小；横棘毛基部前纵纤维几乎纵贯额腹横棘毛区皮层，而放射纤维较为细小；尾棘毛基部仅与一类更为细小的放射纤维相联系。不同额腹棘毛基部的同种纤维大小、形态不尽一致，各种纤维由棘毛基部区向皮层细胞质多个方向伸展，表现出极性和不对称性。并且额腹横棘毛基部纤维相互交联在一起，导致这一皮层区域形成强大的棘毛基部纤维网络。

游仆虫形态发生中，横棘毛原基向皮层裂口上方伸出一束粗大的纤毛芽时，先后发生横棘毛原基前纵纤维芽、额腹棘毛原基后纵纤维芽，以及这些棘毛原基放射纤维芽。纤维芽的发育顺序是从左列棘毛原基开始，到右侧的棘毛原基。这种纤维物质生长的顺序性，与新棘毛原基的发生和分化是相一致的。并且额腹棘毛基部后纵纤维和横棘毛基部前纵纤维形成中显示出极性和方向性，纤维物质生长伸长的方向与相应的新棘毛迁移方向相反。

老棘毛基部纤维在游仆虫形态发生过程中必然要退化。我们推测，其瓦解过程与细胞分化中老棘毛逐渐失去功能是有联系的。

关键词： 游仆虫，棘毛基部纤维，前纵纤维，后纵纤维，放射纤维

在纤毛虫中，皮层(cortex)是最复杂的细胞结构层次，其中含有如表膜(pellicle)、纤毛（或纤毛组成的纤毛器）及其相联系的纤维结构、表膜下微管和纤维结构、线粒体和其他细胞器等多种成分（Corliss，1979）。不同纤毛虫这些结构成分在皮层的排列、分布不一样，使细胞表现出有规则的、按种类而异的不同皮层模式（corticotype）。纤毛虫的皮层结构表明，其细胞结构的复杂程度是其他真核细胞不能相比的。因此，研究纤毛虫的皮层形态和皮层结构的发育过程，对于探讨真核细胞模式和模式形成问题是有意义的。

关于纤毛虫的皮层形态，对喇叭虫（*Stentor*）（Tartar，1961）、四膜虫（*Tetrahymena*）（Allen，1967）、草履虫（*Paramecium*）（Jurand *et al.*，1969）和瞬目

* 国家自然科学基金资助项目。
本文1988年1月26日收到。

虫（*Glaucoma*）（Peck，1978）等了解得较多。腹毛目纤毛虫的皮层形态在纤毛虫中最复杂，目前对这一类群的纤毛模式（ciliary pattern）及其在生命周期中的演化进行了较多研究，但对皮层的整体形态和结构的形成过程所知甚少。这可能是由于显示腹毛目纤毛虫的这些结构有许多技术上的困难，并要开展多种不同水平和层次的工作。由于纤毛虫的纤毛器及相联系的结构是主要的皮层结构之一，除纤毛器外，研究与纤毛器联系的纤维结构在皮层内的分布、排列和相互的位置关系，以及纤维结构的演化，对于了解腹毛目纤毛虫的皮层形态和皮层结构形成也是一个重要方面的工作。为此，作者在研究一种游仆虫（*Euplotes* sp.）的形态和无性生殖过程中纤毛器等的结构形成（顾福康等，1987a、b）的基础上，观察了这一游仆虫棘毛基部纤维的形态和演化，试图为阐明这种纤毛虫皮层形态和模式形成积累进一步的资料。

材料和方法

本研究的游仆虫是1982年5月在上海西郊公园小湖内采集到，以草履唇滴虫（*Chilomonas paramecium*）为食料作纯系培养获得的。按以前报道的方法，实验材料取自无性繁殖周期中处于不同发育阶段的虫子，显微镜标本以一种改进的蛋白银染色方法制作，应用Leitz Orthoplan显微镜观察照相；扫描电镜标本按常规方法制作，应用Hitachi S-450扫描电镜观察照相（顾福康等，1987a）。

另外，应用修改的生化去膜技术* 显示游仆虫横棘毛基部有关纤维结构，方法是：（1）实验材料放在离心管中，4℃下冷却5～10分钟；（2）按游仆虫培养液与以下三种溶液1:1:7.5:3的比例，顺序加入0.25*M*蔗糖、SEMT溶液（0.8*M*蔗糖，10m*M* EDTA二钠，1%β-巯基乙醇，10m*M* Tris-HCl缓冲液，pH 9-9.3）和10%Triton X-100，摇匀，放置5～15分钟；（3）取少量0.8*M*蔗糖溶液注入离心管底部，低速离心10分钟；（4）收集、浓缩样品，置于涂有1%多聚赖氨酸的玻片上，然后除去多余水分，待将干未干时，滴上2～5%戊二醛固定5～10分钟；（5）待固定材料漂洗数次后，用2%锇酸复固定2～5分钟；按常规方法对样品进行脱水和前处理，应用Hitachi S-450扫描电镜观察照相。

结果

1.游仆虫棘毛基部纤维的形态及其在皮层内的分布

这种游仆虫的棘毛基部纤维包括后纵纤维、前纵纤维和放射纤维，其纤维形态和分布可按额腹棘毛基部纤维、横棘毛基部纤维和尾棘毛基部纤维三种情况来叙述。

此种游仆虫有10根额腹棘毛。在第1、2、3根额腹棘毛基部，相联系的后纵纤维各有1根，分别起始于相应棘毛基部区右后角，纤维粗而短，各向所在细胞质右后方皮层伸展短距离。每个棘毛基部前纵纤维也为1根，大小与后纵纤维接近，各起始于棘毛

---

* 该技术由本室陆群同志提供，特此致谢。

基部区左前角，朝左前方细胞质伸出，与后纵纤维的方向相对。另外，每根棘毛基部约有 3 根放射纤维朝其后方细胞质伸展开来，纤维的长度相似于后纵纤维或前纵纤维；第 4 、 5 、 6 、 9 根棘毛基部区的各 1 根后纵纤维特别粗大，纤维也起始于棘毛基部区右后角，分别向右后方皮层伸展相当长距离。处于后纵纤维相对位置的 1 根前纵纤维较粗而长。每根棘毛基部也约有 3 根放射纤维，除第 9 根棘毛基部放射纤维趋于向着左侧细胞质放射分布外，其他大部分放射纤维均向其后方细胞质伸展较长距离；第 7 、10根棘毛基部后纵纤维和前纵纤维的粗细、长度介于前两类后纵纤维或前纵纤维之间，放射纤维向着左侧细胞质伸展；比较特殊的是第 8 根棘毛基部纤维，其中除 1 根后纵纤维较粗、尚能区分外，前纵纤维和放射纤维几乎相似，它们朝周围细胞质放射开来。

5 根横棘毛基部发出的各 1 根前纵纤维在游仆虫皮层纤维系统中是最明显的。生化去膜技术揭示，每根前纵纤维由多根纤维聚合在一起组成，其起始部位与所在的整个横棘毛基部区镶嵌联系起来（图版 I：1），之后，纤维从基部区前缘中央伸出，向着前方细胞质伸展，与虫体表面平行，穿过前面某些棘毛基部纤维，全部前纵纤维的前端汇集在一起。大多数情况下，这 5 根前纵纤维前端伸展到第 1 、 3 根额腹棘毛之间的位置，其全长几乎达到虫体长度的 2/3 ，相应之下，横棘毛基部区没有可区分的前纵纤维和后纵纤维，每根横棘毛基部伸出多根放射纤维，相邻的这些纤维又纵横交错在一起。

4 根尾棘毛基部区没有可区分的前纵纤维和后纵纤维，每根棘毛基部约含有 5 ～ 6 根细小的放射纤维，这些纤维朝其前方细胞质展开。

上述游仆虫棘毛基部纤维的形态及其分布如图 1 所示，其中额腹棘毛和横棘毛基部纤维各自占有细胞皮层的特定位置，并且相互交错联系在一起，在游仆虫腹面皮层内形

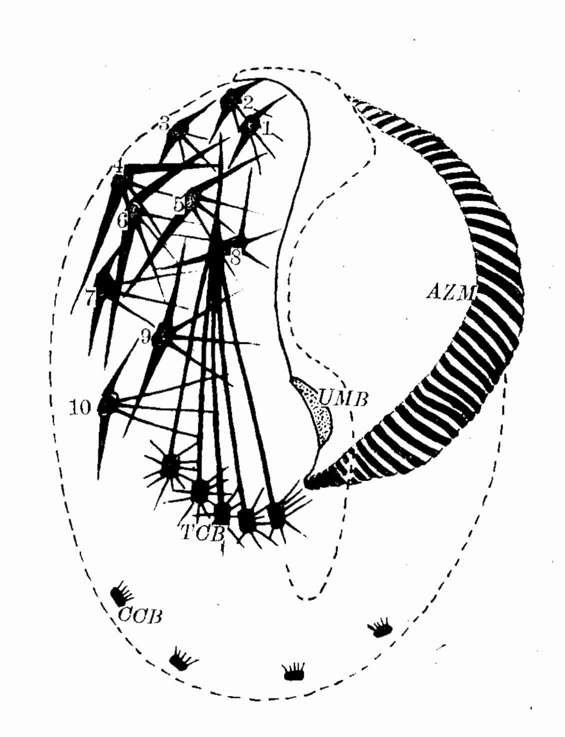


图 1　一种游仆虫棘毛基部纤维的形态及其在皮层内的分布图示

fig. 1 Diagrammatic drawing of the cirral-bases and associated fibers in *Euplotes* sp.

AZM：口围带，　CCB：尾棘毛基部，
TCB：横棘毛基部，　UMB：波动膜基部，
图中数字示第 1 —10根额腹棘毛基部

成一个强大的纤维网络。尾棘毛基部纤维与额腹横棘毛基部纤维相距较远。

2.游仆虫形态发生过程中棘毛基部纤维的演化

游仆虫形态发生时，前、后两部分额腹横棘毛原基中每列纵向的原基分成三段，每段原基按自后至前次序发育长大，其相应的细胞皮层裂开，后一个原基向细胞上方显露一束粗大的纤毛芽体（图版 Ⅰ：2 ）时，自最左侧的这后一个原基（即横棘毛原基）开始，从该原基区内起向前方细胞质伸出一个细的芽状纤维突起——前纵纤维芽(图版Ⅱ：5)。顺此往右，每组原基中的后一个原基先后均向其前方细胞质伸出一个前纵纤维芽。随着发育中的新横棘毛在皮层沟槽内的迁移过程（图版Ⅰ：3,4），前、后两组各5根形成着的前纵纤维逐渐伸长（图版Ⅱ：6,7,8）。至虫体分裂时，这些新形成的前纵纤维的前端会聚在一起，成为相应新仔虫中与横棘毛基部联系的5根前纵纤维（图版Ⅱ：9）。观察到，新横棘毛基部发育着的前纵纤维起始于棘毛基部区后缘，往前纵穿整个棘毛基部区后伸入到细胞质中。处于棘毛基部区内的纤维起始部分其后端尖，向前逐渐变粗（图版Ⅱ：10）。

几乎同时，额腹棘毛原基发出后纵纤维芽（图版Ⅱ：5）。前、后两部分棘毛原基区后纵纤维芽的产生次序是：从左列一组棘毛原基开始，到右列棘毛原基。同一组棘毛原基中，其后纵纤维芽在后一个棘毛原基先发生。前、后两部分额腹棘毛原基区中每个后纵纤维芽均自原基右后角发出，插入到后部细胞质，逐渐伸长。生长着的后纵纤维与相应的棘毛原基组合在一起，形似一面小旗。各个后纵纤维的长度不一，一般是左侧的长，右侧的短。同一组棘毛原基中，则后一个原基伸出的纤维长，前一个次之(版图Ⅱ：11）。这些后纵纤维伴随着所在的新额腹棘毛沿沟槽内的迁移过程（图版 Ⅰ：3，4），最终定位，变成为不同粗细、长短的棘毛基部纤维。

所述的前纵纤维和后纵纤维发育时，在每根新额腹棘毛基部向左侧前、后方发出几根根须样短纤维（图版Ⅱ：7，8），这些纤维在虫体演化过程中朝细胞质中放射，缓慢伸长。其中1根由棘毛基部左前方伸出的纤维成为前纵纤维，另几根成为放射纤维（图版Ⅱ：9）。在每根横棘毛基部下方向周围细胞质发出多根细小的纤维，形成为分布排列较不规则的放射纤维。

尾棘毛基部放射纤维特别细小，没有观察到这些纤维的发生时间和形成细节。

虫体前、后两部分原基区中，每列新棘毛原基分成段后，老棘毛基部纤维便有退化的迹象，例如联系额腹棘毛基部的一根后纵纤维分散成几根（图版Ⅱ：12)，但这些纤维经历相当长时间后才和其他棘毛基部纤维一起，逐渐被细胞质吸收。明显的是5根老横棘毛基部前纵纤维的退化过程：发育、迁移着的新横棘毛其基部前纵纤维充分伸长时，这5根老前纵纤维的前端会聚部分分离开来。此时，某些老纤维的前部分会断开，断开部分残留在所在细胞质中（图版Ⅱ：7）。之后，这些老纤维物质由于自前端开始被细胞质吸收，逐渐变短（图版Ⅱ：8）。但老纤维全部由细胞质吸收而消失的过程历时较长，有时在虫体分裂后产生的仔虫中尚能看到老横棘毛基部前纵纤维（图版Ⅱ：9）。

讨 论

1.作者在前文曾简略提到这种游仆虫腹面棘毛基部纤维的分布情况（顾福康等，

1987a）。本文描述的游仆虫棘毛基部纤维其前纵纤维和后纵纤维相当于 Grim（1970，1972）对施氏腹柱虫(*Gastrostyla steinii*)和史新柏(1985）对贝棘尾虫(*Stylonychia mytilus*）报告的同种纤维。另外将起始于棘毛基部向细胞质放射的其他纤维统称为放射纤维。

所述的游仆虫，皮层棘毛基部纤维由后纵纤维、前纵纤维和放射纤维三种纤维组成，但不同类棘毛基部纤维组成有一定差异，例如额腹棘毛基部后纵纤维一般长而粗大，前纵纤维次之，放射纤维细小；横棘毛基部纤维中前纵纤维特别显著，其他较细小的纤维均被看作为放射纤维；而尾棘毛仅具有一类更为细小的放射纤维。从棘毛基部纤维在皮层细胞质内的定位关系来看，没有发现相当于腹柱虫和棘尾虫中的缘棘毛基部横纤维结构。

这种游仆虫，额腹棘毛基部纤维向皮层细胞质不同方向伸展，其表现出来的极性和不对称性是显然的。但不同额腹棘毛基部的同种纤维大小形态往往不尽一致，例如后纵纤维中，在皮层前部区第1、2、3根额腹棘毛基部的后纵纤维粗而短，但额腹棘毛区皮层中部范围的第4、5、6、9根额腹棘毛基部后纵纤维特别粗而长，在额腹棘毛区右后侧的第7、10根额腹棘毛基部后纵纤维大小介于前两者之间。并且在不同皮层区域的额腹棘毛基部前纵纤维也有相似情况。因此，游仆虫的同种棘毛基部纤维在不同皮层区的区域差异是存在的。

由于游仆虫的额腹横棘毛均位于宽大的口围带右侧区，这些不同种棘毛趋于集中起来，表现出较紧密的位置关系，使得相应的棘毛基部纤维也互相交联在一起，加上横棘毛基部区前伸的5根前纵纤维几乎纵贯额腹横棘毛区皮层，因而导致游仆虫在这一区域形成强大的棘毛基部纤维网络。这种情况，在腹毛目纤毛虫中是少见的。

2.在腹毛目纤毛虫形态发生研究中，尽管对某些复合纤毛器（如棘毛、口围带、波动膜、背触毛单元）局部结构及其中与基体相联系的微管纤维的形成有较多的研究（例见 Grimes，1972；Jerka-Dziadosz，1980，1981a、b，1982），但对纤毛器基部纤维的形成过程尚未见过报道。这一方面是由于对这类纤毛虫的形态发生过程的不同层次、不同水平的研究尚未进行到足够详尽的地步，也可能是由于显示这些纤维结构在技术上的困难所致。但鉴于这些纤维结构与纤毛基体区和皮层细胞质均有着直接的密切联系，它们由纤毛基体区向细胞质放射伸展，占有细胞皮层中的显著范围，形成为细胞皮层纤维骨架的重要成分，研究它们的演变过程，对于深入探讨纤毛虫皮层整体模式形成问题显然是必要的。

游仆虫形态发生中棘毛基部纤维发生的最早阶段是细胞皮层表面裂开，分成段的棘毛原基长大，在每组原基中的后段原基（横棘毛原基）已向裂口上方伸出一束粗大的纤毛芽时。先后观察到横棘毛原基前纵纤维芽、额腹棘毛原基后纵纤维芽，以及这些棘毛原基放射纤维芽的形成，纤维芽的发育顺序是从左列棘毛原基开始，渐次到右侧的棘毛原基。这种纤维物质生长的顺序性，与新棘毛原基的发生和分化过程是相一致的。

纤维结构尤其是额腹棘毛基部后纵纤维和横棘毛基部前纵纤维在生长形成过程中也显示出极性和方向性。当生长着的额腹横棘毛沿细胞皮层分化形成的沟槽朝既定方向皮层区迁移时，发育着的横棘毛基部前纵纤维向着细胞前极伸长，额腹棘毛基部后纵纤维

向着细胞后极定向伸长，纤维物质生长伸长的方向与所属新棘毛迁移方向相反。如果说，细胞皮层分化形成沟槽可作为新棘毛迁移的“引道”的话，那么这些纤维朝既定方向生长伸长的过程可能也涉及到某些与细胞皮层分化相协调的机制，对此尚有待于探索。

3.老棘毛基部纤维在形态发生过程中必然要退化。大多数情况下，这些纤维物质在皮层细胞质内消失历时较长，总之是伴随着其相应的老棘毛结构一起被所在的细胞质吸收的。未观察到新纤维生长时利用老纤维物质的现象。由纤毛虫形态发生过程中老棘毛被新纤毛器替代而最终瓦解的过程表明，这些运动胞器的存在与其行使细胞所赋予的运动功能是有内在联系的。因此推测，棘毛基部纤维除可能具有其他功能外，它们与相应的棘毛行使功能有关，老棘毛基部纤维的瓦解过程与细胞分化中老棘毛逐渐失去功能是有联系的。

参考文献

史新柏 1985 棘尾虫的纤维系统。中国原生动物学会第三次学术讨论会论文摘要汇编，第27—28页。中国原生动物学会编。

顾福康 庞延斌 张作人 1987 a 一种游仆虫无性分裂生殖的研究 Ⅰ.形态学和核器的演化。动物学报 33(3)：244—247。

顾福康 庞延斌 张作人 1987 b 一种游仆虫无性分裂生殖的研究 Ⅱ.无性分裂过程中皮层结构的形态发生。动物学报 33（4）：362—366。

Allen, R. D. 1967 Fine structure, reconstruction and possible functions of components of the cortex of *Tetrahymena pyriformis*. *J. Protozool.*, 14:553-565.

Corliss, J. O. 1979 The ciliated protozoa. Pergamon Press.

Grim, J. N. 1970 *Gastrostyla steinii*:infraciliature. Trans. *Amer. Micros. Soc.*, 89:486-497.

Grim, J. N. 1972 Fine structure of the surface and infraciliature of *Gastrostyla steinii*. *J. Protozool.*, 19:113-126.

Grimes, G. W. 1972 Cortical structure in nondividing and cortical morphogenesis in dividing *Oxytricha fallax*. *J. Protozool.*, 19:428-445.

Jerka-Dziadosz, M. 1980 Ultrastructural study on development of hypotrich ciliate *Paraurostyla weissei*. I. Formation and morphogenetic movement of ventral ciliary primordia. *Protistologica*, 16:571-589.

Jerka-Dziadosz, M. 1981a Ultrastructural study on development of hypotrich ciliate Paraurostyla weissei. II. Formation of the adoral zone of membranelles and its bearing of problems of ciliate morphogenesis. *Protistologica*, 17:67-81.

Jerka-Dziadosz, M. 1981b Ultrastructural study on development of hypotrich ciliate Paraurostyla weissei. III. Formation of preoral membranelles and an essary on comparative morphogenesis. *Protistologica*, 17:83-97.

Jerka-Dziadosz, M. 1982 Ultrastructural study on development of hypotrich ciliate *Paraurostyla wessiei*. Ⅳ. Morphogenesis of dorsal bristle and caudal cirri. *Protistologica*. 18:237-251.

Jurand, A. and Selman, G. G. 1969 *The anatomy of Paramecium aurelia*. Macmillan. St. Martin's Press.

Peck, R. K. 1978 Ultrustructure of the somatic and buccal cortex of the Tetrahymenine Hymenostome *Glaucoma chattoni*. *J. Protozool.*, 25:186-198.

Tartar, V, 1961 *The biology of stentor*. Pergamon Press.

图 版 说 明

图版 I

1. 横棘毛基部前纵纤维（箭头示横棘毛基部区），×3000。（1—4 扫描电镜照片）。
1. AF from TC bases (arrows pointed to the region of TC bases), ×3000. (1—4 Scanning electron micrographs).
2. 横棘毛原基向皮层裂口伸出粗大的纤毛芽（箭头所示），×3400。
2. Thick cilia buds from TC primordia extended towards cortical fissure (arrows), ×3400.
3,4. 新横棘毛在皮层沟槽内迁移的过程（箭头示部分棘毛迁移方向），×1200。
3,4. Migration of new cirri along cortical ditch (arrows pointed to migrating direction), both ×1200.

图版 II

5. 横棘毛原基前纵纤维芽(大箭头所示)和额腹棘毛原基后纵纤维芽（小箭头所示)。(5—12蛋白银染色照片)。
5. AF buds of TC primordia (big arrow), and PF buds of FVC primordia (small arrows). (5—12 Protargol staining micrographs).
6, 7, 8. 新横棘毛基部前纵纤维逐渐伸长（三角箭头所示），老横棘毛基部前纵纤维退化（见图 7, 8），以及发育中的额腹棘毛基部前纵纤维和放射纤维（大箭头所示）。
6, 7, 8. Gradual extension of new AF of TC bases (trangle pointed), degeneration of old AF of TC bases (fig. 7, 8), and AF & RF FVC bases in development (big arrows).
9. 新仔虫中的棘毛基部纤维（箭头示一根老横棘毛基部及其前纵纤维）。
9. CF in a new *Euplotes* cell (pointed to an old TC base and its AF).
10. 发育中的新横棘毛基部前纵纤维（箭头示纤维起始部分）。
10. AF of new TC bases in development (pointed to the fiber root).
11. 发育中的额腹棘毛基部后纵纤维。
11. PF of FVC bases in development.
12. 部分额腹棘毛基部一根后纵纤维分散成几根细纤维（箭头所示）。
12. At some FVC bases, one PF divided into several thinner fibers (arrows).

THE MORPHOLOGY OF CIRRAL-BASE-ASSOCIATED FIBERS IN *EUPLOTES* SP. AND THEIR MORPHOGENESIS

Gu Fukang　　Zhang Zuoren

(Department of Biology, East China Normal University, Shanghai)

The cortical cirral-base-associated fibers (CF) in *Euplotes* sp. are: anterior longitudinal fibers (AF), posterior longitudinal fibers (PF), and radiating fibers (RF). Among them, the PF of frontoventral cirri (FVC) base are generally longer and thicker; while the AF are smaller; and, the RF are the thinnest and smallest

ones. The AF of transverse cirri (TC) base almost spread through the whole cortical region of frontoventral and transverse cirri (FVTC); and their RF are thinner and smaller. Caudal cirri base are associated only with some RF, further thinner and smaller. Similar fibers, base-associated with different FVC, are different in size and shape. They extend from their cirral-base in various orientations, towards cortical cytoplasm, with apparent polarity and asymmetry. The fibers from FVTC base are heavily entangled, forming a strong net-work of base-associated fibers in their cortical region.

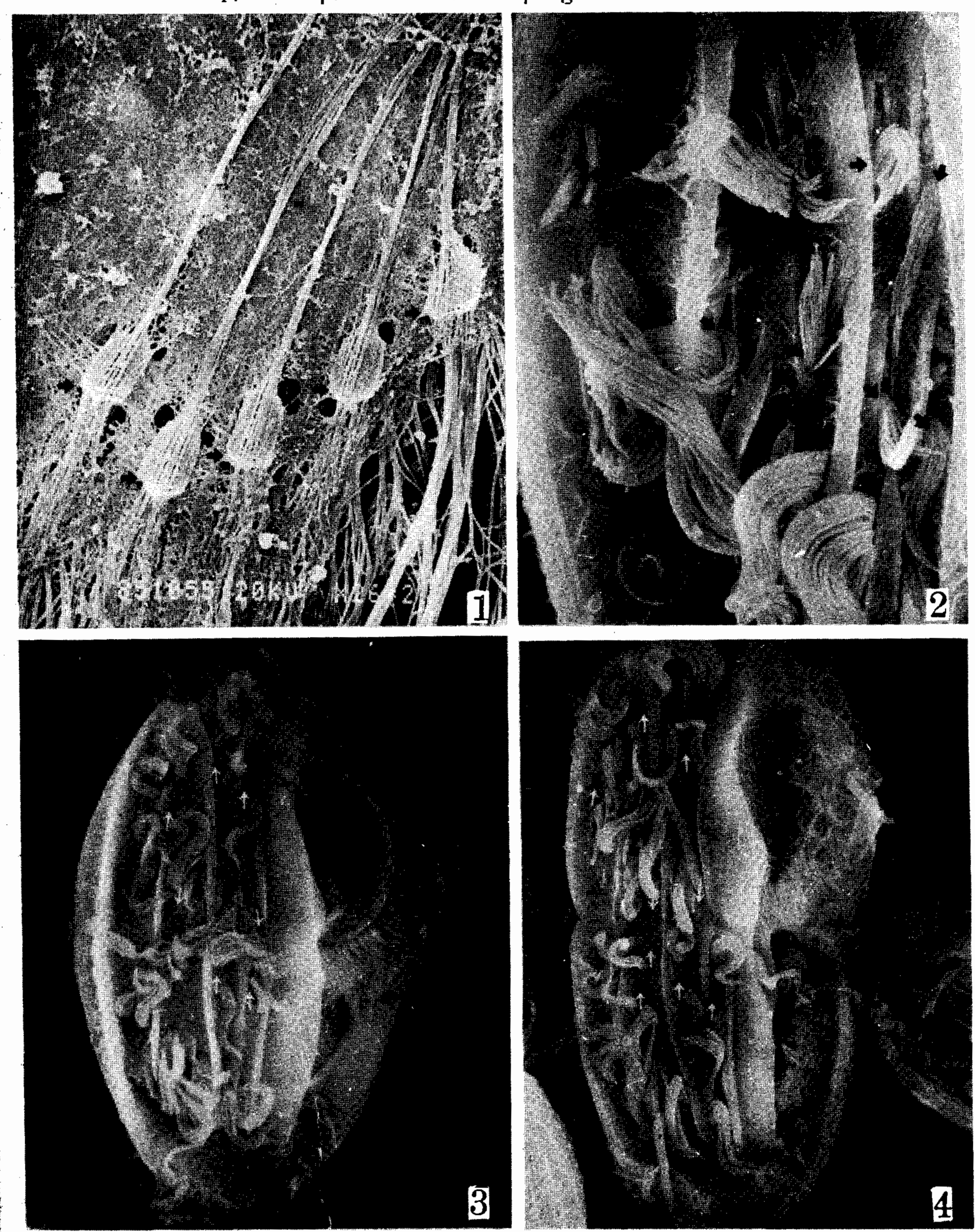
During morphogenesis of *Euplotes* sp., when the primordia of TC developed a bundle of thick cilia buds, extending towards the cortical fissure, the AF buds of TC primordia, PF buds of FVC primordia, and their RF buds, were developed successively. The fiber buds of left column cirral primordia developed first, then, developed those of the right column. The order of fiber material growth in coincidence with the development and differentiation of new cirri primordia. Also, in the formation of PF of FVC bases and AF of TC bases, polarity and orientation are displayed, i. e., the directions of fiber material growth are opposite to that of their corresponding new cirri migration. Old CF are doomed to degenerate during morphogenesis of *Euplotes*. It is supposed that their degenerating process are related to the gradual lose of old cirri's functions during cell differentiation.

Key words: *Euplotes* sp., Cirral-base-associated fibers (CF), Anterior longitudinal fibers (AF), posterior longitudinal fibers (PF), Radiating fibers (RF).

顾福康等：一种游仆虫棘毛基部纤维的形态及其在形态发生过程中的演化

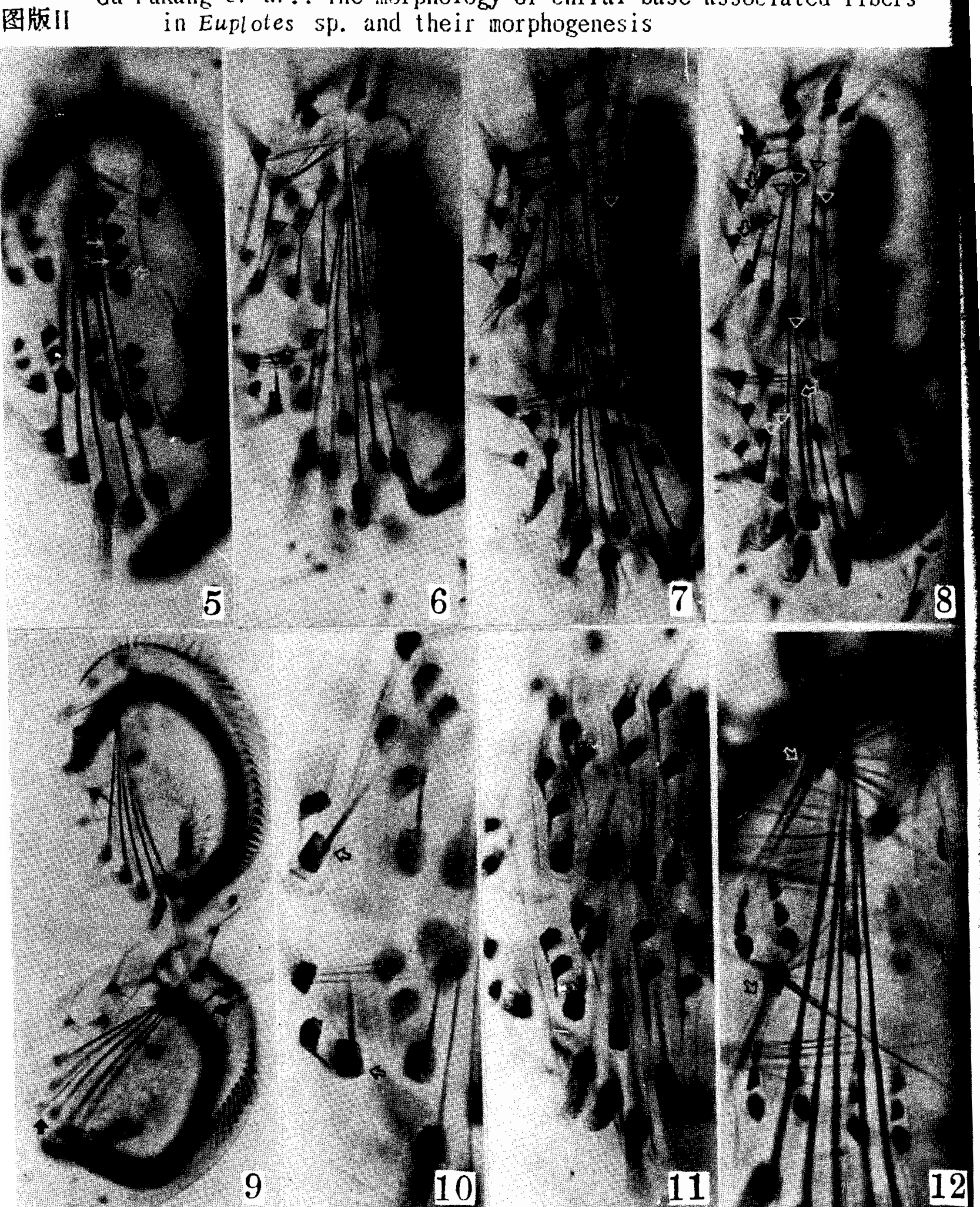
Gu Fukang *et al*.: The morphology of chrral-base-associated fibers in *Euplotes* sp. and their morphogenesis

图版I



图版说明在正文内

图版II



图版说明在正文内

图版I

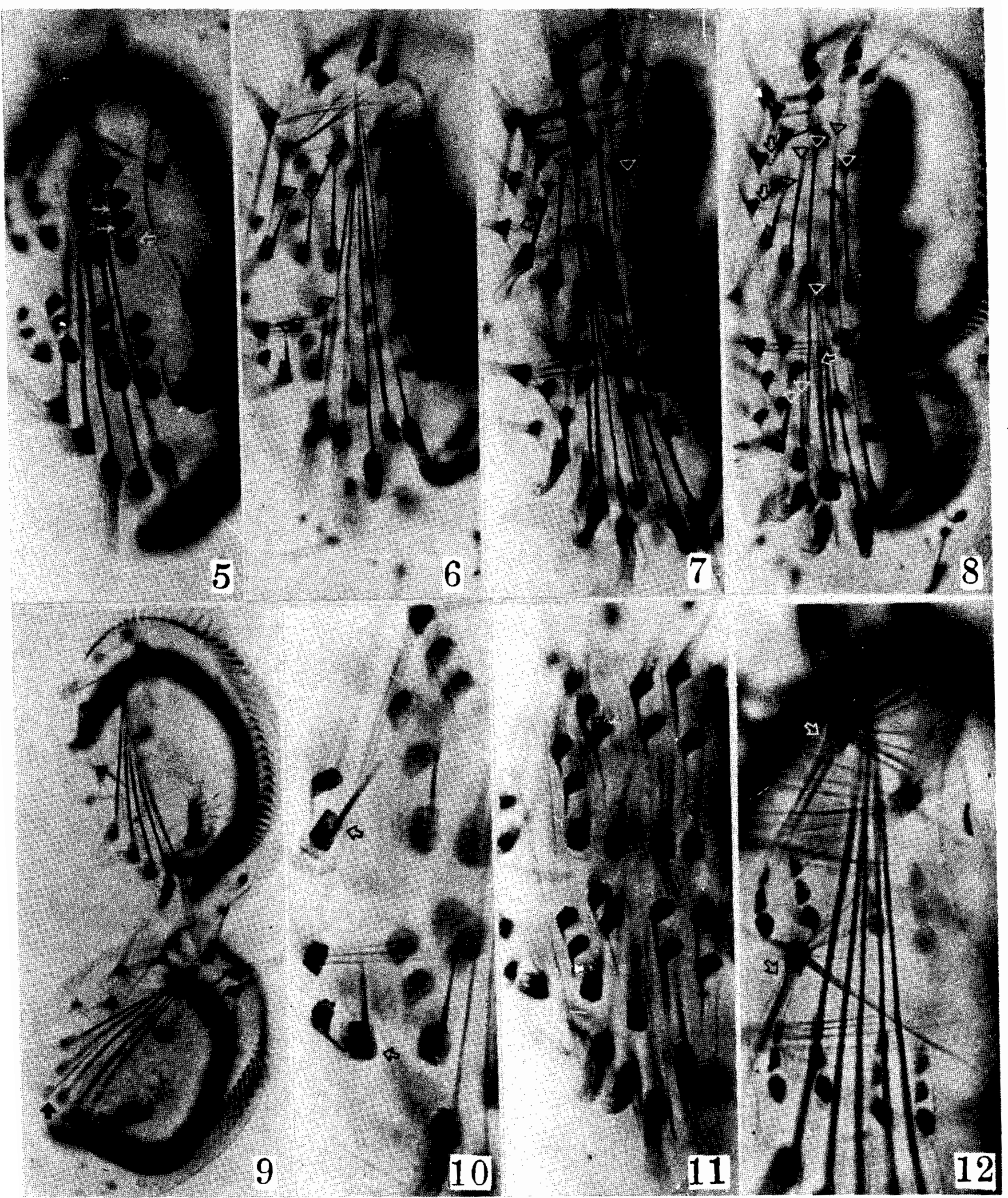


图版说明在正文内

顾福康等：一种游仆虫棘毛基部纤维的形态及其在形态发生过程中的演化

Gu Fukang *et al*.: The morphology of chrral-base-associated fibers in *Euplotes* sp. and their morphogenesis

图版II



图版说明在正文内